

The fossil record of the genus *Rosa*¹

Herman F. Becker

The New York Botanical Garden
New York 55, N. Y.

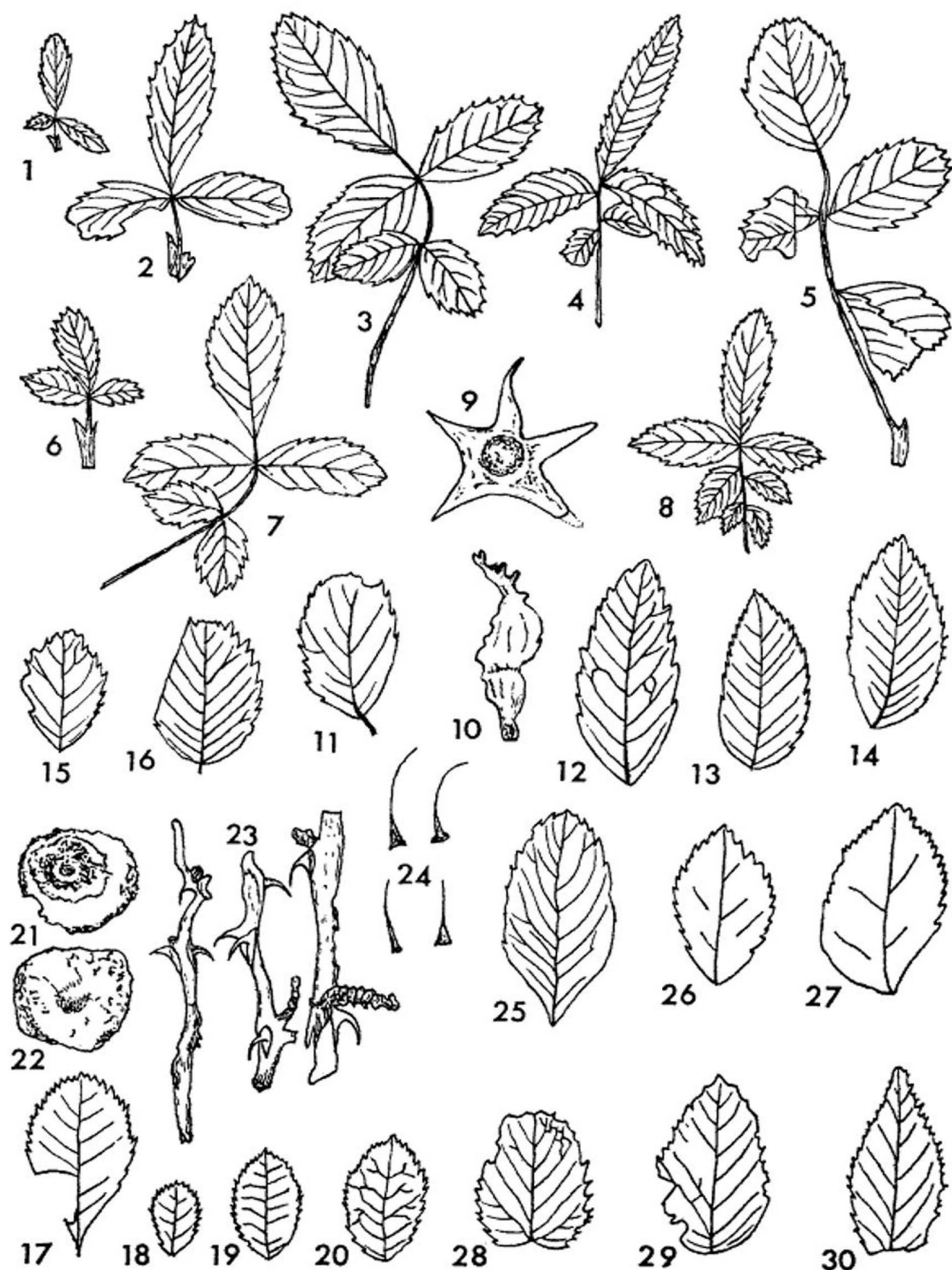
BECKER, HERMAN F, (The New York Botanical Garden, New York 58, N.Y.). *The fossil record of the genus Rosa*, Bull. Torrey Bot. Club 90: 99-110, 1963—Leaves and leaflets of *Rosa* possess a great variety of morphological characters making it impossible to distinguish one "species" from another on the basis of randomly selected foliage. This observation applies to fossil imprints as well. It is equally impossible to indicate a narrow relationship between fossil roses and any one living plant. It is proposed that 12 American and Asiatic species be combined in the form species *Rosa hilliae* Lesquereux, the oldest named form in North America, and that 6 European and Alaskan species be incorporated in this combination. This proposal rests on the premise that all fossil organs of *Rosa* are conspecific when associated with a description based on leaves or leaflets if only one single species of *Rosa* is named in a flora on the basis of foliage. A comparison of all leaf- and leaflet species of *Rosa* suggests a genetic variability relationship among all cited forms which practically nullifies the validity of specific connotation. This procedure offers the best solution in preventing the creation of new, taxonomically meaningless names.

Fossil roses, once considered rare, had entered the stage of wide dispersal by Oligocene time as evidenced by their occurrence in a score of localities in the western United States as well as in Europe and Asia. Our earliest finds, dating back to the Paleocene (Hollick, 1936), confirm a strict limitation of *Rosa* to the Tertiary record. Fossil roses are usually associated with temperate floras comparable to modern plant communities.

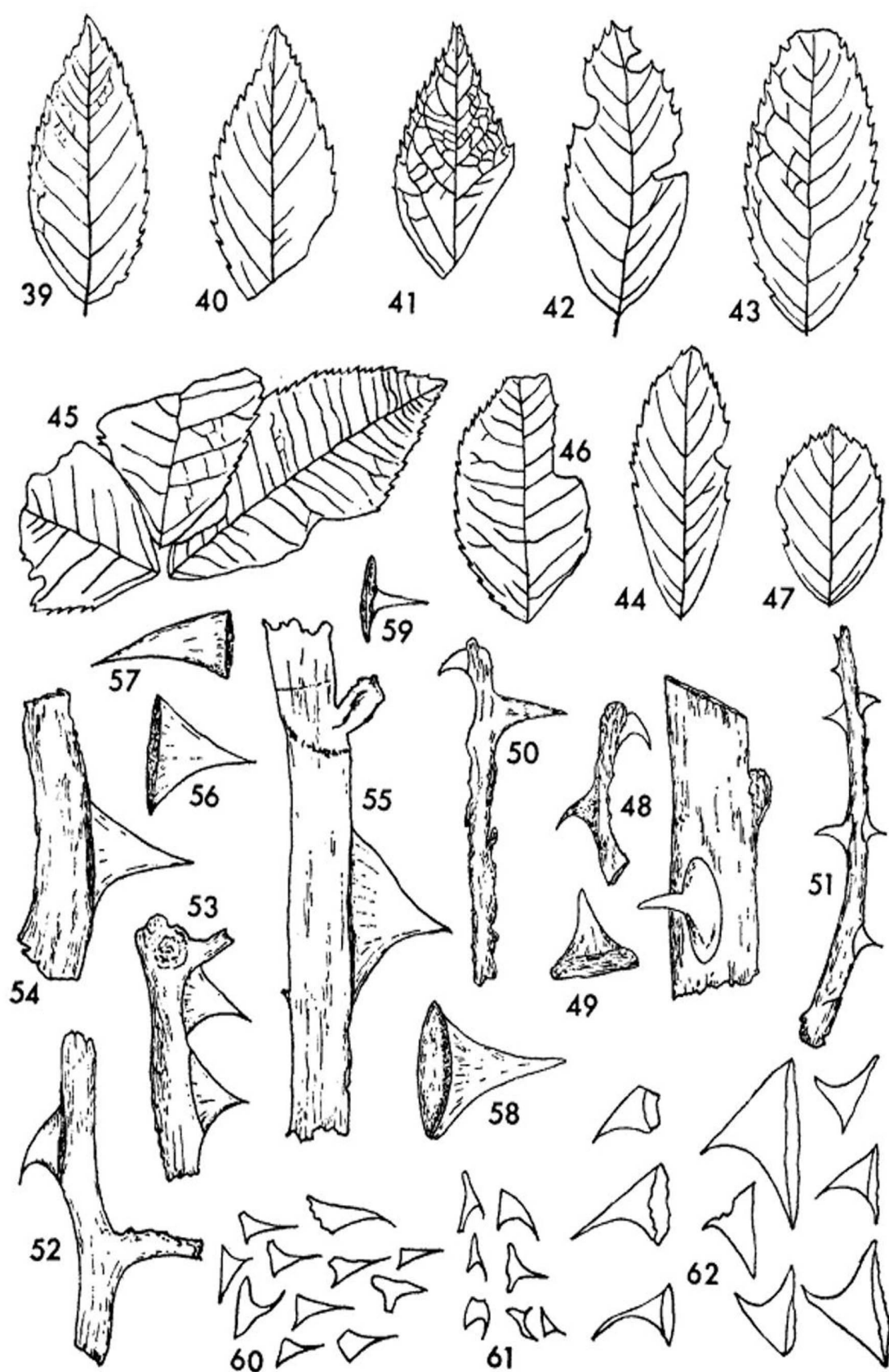
Few fossil rose species will stand the test of time by critical "lumping" taxonomists. This brief review and compilation aims at illustrating the point. Leo Lesquereux in 1883 described the first American rose from the Oligocene Florissant beds in Colorado, naming it *Rosa hilliae*. Subsequently, many apparently different forms were discovered in the United States and elsewhere, and a deluge of new species names were applied. Chaney (1927, p. 123) suggested that *Rosa hilliae* be made a form species by incorporating the following undoubtedly identical forms: *Rosa wilmattae* Cockerell (leaf), *R. scudderi* Knowlton (leaf), *R. inquirenda* Knowlton (calyx), and *R. ruskiniana* Cockerell (bud). MacGinitie (1953, p. 121), in his "Fossil plants of the Florissant beds in Colorado", concurred by upholding the synonymy. Nevertheless, new species names appear in literature with scant regard for morphological or variational similarity to the American form species.

Buds, calyces, spinose branches and thorns of rosaceous affinity are here considered conspecific whenever associated with validly described leaves or leaflets, and when only one single species of *Rosa* is named on the basis of foliage. Admittedly, there is a certain amount of "risk" involved in such procedure. It involves in principle two schools of thought, one, of assigning a different specific name to each related structure whenever found dissociated. This procedure automatically increases the number of new forms with which

¹ Supported by a grant from the National Science Foundation
Received for publication December 5, 1962



Figs. 1-30, Fossil species of *Rosa*.—1, 2. *R. hilliae* Lesq.; leaves; original types. —3, 4. *R. hilliae* Lesq. (MacGinitie, 1953); leaves. —5, 6. *R. hilliae* Lesq. (Becker, 1961); leaves.—7. *R. wilmattae* Cockerell; leaf.—8. *R. scudderi* Knowlton; leaf.—9. *R. inquirenda* Knowlton; calyx.—10. *R. ruskiniana* Cockerell; bud.—11. *R. hilliae* Lesq.; (Becker, 1961), leaflet.—12. *R. hilliae* Lesq.; (MacGinitie, 1953), leaflet.—13, 14. *R. hilliae* Lesq.; (Chaney, 1927) leaflets.—15. *R. miocenica* Axelrod; leaflet.—16. *R. alvordensis* Axelrod; leaflet. —17-20 *R. akashiensis* Miki; leaflets—21, 22. *R. akashiensis* Miki; fruit (21, apical view; 22, basal view).—23. *R. akashiensis* Miki; twigs—24. *R. akashiensis* Miki; hairs of lower epidermis, x100. —25. *R. harneyana* Chaney and Axelrod; leaflet.—26, 27. *R. usuyensis* Tanai; leaflets—28-30, *R. shanwangensis* Hu and Chaney; leaflets.



Figs. 39-62, Fossil species of *Rosa*—39, 40. *R. lignitum* Heer; (Engelhardt, 1885) leaflets.—41. *R. lignitum* Heer; leaflet.—42. *R. cetera* Hollick; leaflet.—43. *R. bohémica* Engelhardt; leaflets.—44. *R. confirmata* Hollick; leaflet.—45, 46. *R. legányii* Andreánszky; leaflets.—47, *R. sp.* Bánhorvati Andreánszky; leaflet.—48, 49. *R. polyantha* Sieb. and Zucc.; (Miki, 1937); 48, two branches 49, thorn.—50. *R. hilliae* Lesq. (Becker, 1961) branch.—51, *R. hilliae* Lesq. (Chaney, 1927) branch.—52-55. *R. hilliae* Lesq. (Becker, Grant, Mont. 1962;) branches.—56-58, *R. hilliae* Lesq. (Becker, Grant, Mont. 1962;) thorns.—59, *R. hilliae* Lesq. (Becker, 1961); thorn.—60-62, *R. spp.* Szafer, 1946; thorns, 3 types in groups of 11, 7, 9.

the paleobotanist must cope. The writer, and others, hold with a second premise which is loath to accept an unnecessary increase in fossil species names when the probability of such dissociated structures belonging to the same morphological unit is overwhelming.

If we wait until such time as organic connections between leaves, spinose branches, flowers, calyces, fruits and seeds are found, we, and perhaps several generations of paleobotanists, may never see the day. Such connections are rare in the fossil record, not withstanding a few classical examples to the contrary. In the presence of only one species of identified leaves within a large flora, and the presence of dissociated other structures of the same genus, we can, in all probability, assume that they are conspecific. Chaney (1927), MacGinitie (1953) and many other authors proceed from this premise. In MacGinitie's most recent paper on the Kilgore Flora (Oct. 1962) two new species of *Platanus* and *Cladrastis* are described, each with dissociated leaves and fruits bearing the same name. The writer considers such practice less confusing to paleobotany than the creation of new names for unquestionably related structures.

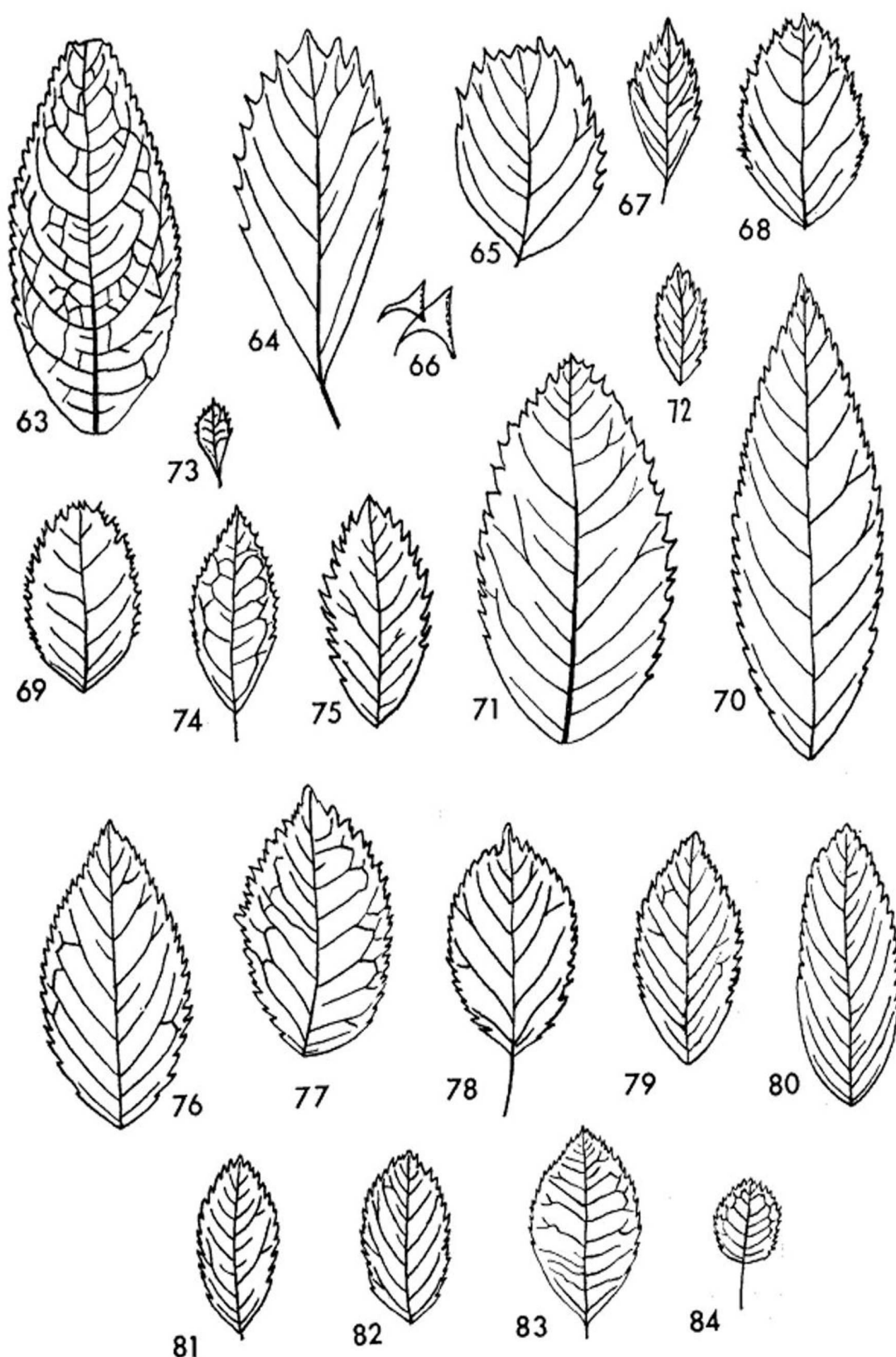
Among the fossil roses, American and Asiatic forms are considerably more numerous and more similar to each other than to European forms. The European forms, in turn, show essentially the same morphological characters excepting, perhaps, a generally somewhat larger size as an ecological or variational factor.

The accompanying table elucidates the vagaries of the taxonomic mind, and by implication suggests a ray of hope for nomenclatural procedure. Based on a review of species descriptions, figures, and specimens, a relationship of these "species" is here presented with the aim of strengthening the validity of the American form species *Rosa hilliae* Lesquereux. With a long overdue combination of rose species, the drawings of fossils, as exact replicas of published figures, will serve the intended purpose and, incidentally, emphasize the difficulties in fossil speciation. Concurrently, figures of leaflets of those living rose species are presented which are used in comparisons with the fossils (figs. 67-84). In sifting pertinent remarks by our fossil rose authors, acceptance of a form species, based on significant morphological similarities, is here recommended.

Species of the youngest group of Mio-Pliocene age, represented by *Rosa alvordensis* Axelrod, *R. akashiensis* Miki, *R. shanwangensis* Hu and Chaney, and *R. usuyensis* Tanai, possess some common outstanding features but are admittedly poorly distinguishable from *R. hilliae* Lesq. Axelrod states that *R. alvordensis* (fig. 16) differs from *R. hilliae* of the Bridge Creek and Florissant localities in margin and in shape, especially in the more rounded base as compared with the generally tapering or cuneate base of *R. hilliae* (figs. 1-6 ; 11-14). A comparison of all available figures and specimens of *R. hilliae*, including those of the Ruby paper shales in Montana, however, reveals an intergrading series of leaflet bases from narrowly to broadly cuneate to rounded. For lack of fossil flowers and the non-specificity of branches and thorns, leaflets remain the only available evidence for possible correlation among each other and with living plants (figs. 67-84). Axelrod (1944, p. 259) concurs with this conclusion, stating: "In such a genus as *Rosa* it is obviously not possible to indicate relationship between fossil species and any one living plant."

Terminal and lateral leaflets of *R. akashiensis* Miki (1937) (figs. 17-20) from the Pliocene of Japan show a remarkable resemblance to those of *R. hilliae*, but a comparison with that species in the original description is wanting since it is unfortunately often customary to ignore similar, if not identical species from another continent. It should be emphasized again that Tertiary roses had a worldwide distribution, and that at various intervals intercontinental dispersal of a species was readily facilitated.

Rosa usuyensis Tanai (1961) (figs. 26, 27) from Early to Middle Mioocene of Japan is based on "somewhat ill-preserved" material and admittedly "very close to *R. akashiensis*" (Miki, p. 344). It is furthermore "also similar to *R. alvordensis* Axelrod from the Early Pliocene of Oregon" (Miki, p. 344). *R. shanwangensis* Hu and Chaney (1940) (figs. 28-30), despite comments to the contrary, appears hardly, if at all, removed from the Japanese



Figs. 63-66. Fossil species of *Rosa*. Figs. 67-84. Living species of *Rosa* used in comparison with the fossils (New York Botanical Garden Herbarium).—63. *R. dubia* Weber, 1852; leaflet—64-66. *R. nausicaes* Wess., and Web., 1855; 64, 65, leaflets; 66, thorns.—67. *R. arizonica* Rydberg.—68. *R. californica* Cham. and Schlecht.—69. *R. gymnocarpa* Nuttall.—70. *R. palustris* Marsh.—71, 72. *R. nutkana* var. *hispida* Rydberg.—73, 74. *R. microphylla* Roxburgh.—75. *R. mohavensis* Parish.—76. *R. setigera* Michaux.—77, *R. nutkana* Presl.—78. *R. multiflora* Thunberg.—79. *R. woodsii* var. *ultramontana* (S. Wats.) Jeps.—80. *R. rugosa* Thunberg.—81. *R. woodsii* Lindley.—82. *R. pisocarpa* Gray.—83. *R. roxburghii* Trattinnik.—84. *R. pimpinellifolia* L.

Rosa usuyensis Tanai (1961) (figs. 26, 27) from Early to Middle Mioecene of Japan is based on "somewhat ill-preserved" material and admittedly "very close to *R. akashiensis*" (Miki, p. 344). It is furthermore "also similar to *R. alvordensis* Axelrod from the Early Pliocene of Oregon" (Miki, p. 344). *R. shanwangensis* Hu and Chaney (1940) (figs. 28-30), despite comments to the contrary, appears hardly, if at all, removed from the Japanese species, and is in form and dentation almost indistinguishable from *R. alvordensis*. All of the four species show indeed some structural relationship to each other as well as to some specimens of *R. hilliae*, and it is, in the writer's opinion, not conclusively proven that they differ from it materially. At this point it should be stressed that fossil floras, containing roses, are represented by species based on only one or very few leaves or leaflets. It seems incongruous that some of the very authors who stress the importance of quantitative analysis choose to ignore valid implications of this aspect in cases of their own fossil rose species. Excepting possibly authenticated specimens of *Rosa hilliae*, including Chaney's and MacGinitie's combinations, no quantitative evaluations are possible. A quantitative analysis must not only apply to frequency of occurrence, but also to morphological repetition of characters for a norm or average. Individual leaves or leaflets provide no such clues because the obvious variations in size and shape of leaflets in living species precludes any rigid morphological delineation. Careful perusal of herbarium specimens and observations in the field reveal that leaves and leaflets on one plant are sometimes five times larger than others, that leaflet bases and apices vary considerably in shape, and that stipules also do not conform to a single characteristic. Leaves and leaflets of living roses in the upper Ruby River area in Montana, for example, are considerably larger on plants on northern and eastern exposures of drywashes than on the western, or on the exposed semi-desert surface of the pediments. A seasonal or annual variation of moisture supply is also doubtlessly reflected in the size of foliage.

Rosa hilliae (figs. 1-6; 11-14 ; 50-59) from the Oligo-Miocene, as the priority type of the American group, should include the Miocene *R. miocenica* Axelrod, the Oligocene *R. ? inguirenda* Knowlton, *R. scudleri* Knowlton, and the Paleo-Eocene *R. cetera* Hollick and *R. confirmata* Hollick from Alaska.

The incomplete specimen of *R. miscenica* Axelrod (1939) (fig. 15) from the Mohave desert, according to the author, "differs from the northern *R. hilliae* in its shape, its smaller size, and its ecologic indications." A comparison, nevertheless, of shape, size, and venation of this leaflet with that of *R. hilliae* shows a coincidence of these characteristics with those of some leaflets from the Bridge Creek, Florissant, and Ruby localities. Since all living purported rose species display a great relative variation in size regardless of ecologic conditions, a small, single, detached leaflet may well have originated from a generally mesic plant and, unless many leaflets of uniformly small size are encountered in one flora, the minuteness of one leaflet cannot be taken as an indicator of dry conditions.

Rosa harneyana Chaney and Axelrod (1959) (fig. 25) is said to differ from *R. hilliae* chiefly in having a cuneate, rather than a rounded base. This observation seems to contradict all evidence for leaflets of *R. hilliae* which has, in most cases, a slightly curved to cuneate base. The authors also state (p. 186) "it is realized that specific separation of modern leaflets is hardly possible, and similarly our species [*R. harneyana*] may prove not to be distinct from *R. hilliae* in the light of more abundant material." Although it is agreed with the authors (p. 156) "that not only one species of *Rosa* occupied stream banks and moist woods in the Miocene" [or during the entire Tertiary], this consensus does not detract from the fact that fossil rose leaflets are as little distinguishable from one another as are those of living plants, and should therefore be combined in a form species. The authors' doubt about the validity of *R. miocenica* or its similarity to *R. harneyana* is vaguely expressed in the statement (p. 186) "that it is considerably smaller than *R. harneyana*, as is to be expected in view of its semiarid environment."

TABLE 1. Fossile roses.

Species of Rosa	Author	Year	Epoch	Flora	Region	Postulated relationship of two "Group Combinations"
<i>alvordensis</i>	Axelrod	1944	Pliocene	Alvord Creek	Oregon	<i>dubia</i>
<i>akashiensis</i>	Miki	1937	Fluocene	Akashi	Japan	<i>hillae</i>
<i>bohemia</i>	Engelhardt	1885	Miocene	Kundratitz	N. Bohemia	X
<i>cetera</i>	Hollick	1936	Paleo-Eocene	Matanuska	Alaska	X
<i>confirmata</i>	Hollick	1936	Paleo-Eocene	Katchemak	Alaska	X
<i>dubia</i>	Weber	1852	Oligo-Miocene	Braunkohlen	Germany	X
<i>harneyana</i>	Chaney et Ax.	1959	Miocene	Upper Cedarville	California	X
<i>hillae</i>	Lesquereux	1883	Oligocene	Florissant	Colorado	X
<i>inquirenda</i>	Knowlton	1916	Oligocene	Florissant	Colorado	X
<i>legányii</i>	Andreánszky	1959	Oliocene	Sarmat	Hungary	X
<i>lignitum</i>	Heer	1869	Miocene	Baltic	E. Europe	X
<i>miocenica</i>	Axelrod	1939	Miocene	Tehachapi	California	X
<i>nausicaes</i>	Wess, & Web.	1855	Oligo-Miocene	Braunkohlen	Germany	(non-aligned)
<i>polyantha</i>	Sieb. & Zucc.		Plio-Pleistocene	Akashi	Japan	(branches)
<i>ruskineana</i>	Cockerell	1908	Oligocene	Florissant	Colorado	(bud)
<i>scudderii</i>	Knowlton	1916	Oligocene	Florissant	Colorado	X
<i>shanwangensis</i>	Hu & Chaney	1940	Miocene	Shantung	E. China	X
<i>usuyensis</i>	Tanai	1961	Miocene	Daijima	Japan	X
<i>wilmattae</i>	Cockerell	1908	Oligocene	Florissant	Colorado	X
<i>sp. Bánhorvati</i>	Andreánszky	1959	Oligocene	Sarmat	Hungary	X
<i>Div. Spp.</i>	Szafer	1947	Pliocene	Kroszienko	Poland	(thorns, differ from hillae group)
<i>sp.</i>	var. authors	1962	Oligo-Miocene	Florissant	Colo., Montana	(branches)
<i>sp.</i>	var. authors	1961	Oligo-Miocene	Ruby, Grant Florissant Ruby	Colo., Montana	(thorns)

There is unanimous agreement that *Rosa wilmattae* Cockerell (1908) (fig. 7) and *R. scudleri* Knowlton (1916) (fig. 8), both from Florissant, are identical with *R. hilliae*. The fossil record of the Oligocene Ruby paper shales fully confirms this conclusion. *R. ? inquirenda* Knowlton (1916) (fig. 9) represents a pentamerous calyx which is doubtfully assigned to *Rosa*. Since this specimen is a Florissant fossil, as is Lesquereux's *R. hilliae* the calyx, if it is of a rose, should be properly assigned to *R. hilliae*. The same reasoning applies to the bud impression of *R. ruskiniana* Cockerell (1908) (fig. 10), also from the Florissant.

Two Alaskan species of the Paleo-Eocene, *R. cetera* Hollick (1936) (fig. 42) and *R. confirmata* Hollick (1936) (fig. 44), extend the fossil record of *Rosa* to the base of the Tertiary. Hollick anticipated a relationship of his Alaskan material with the form species when he stated (p. 125) that *R. confirmata* might well belong to the *hilliae* group, excepting the more rounded base of the leaflets, their larger size, and their varying number on a leaf." All of these features may be found on a single living plant. Citing *R. hilliae*, *R. wilmattae*, and *R. scudleri*, Hollick continues (p. 125) : "Our specimen [*R. confirmata*] differs little from any of them, and its resemblance to the terminal leaflet of *R. scudleri* is so striking that they might, perhaps, be regarded as specifically identical." In regard to *R. cetera*, Hollick points out (p. 125) that "this specimen may be a lateral leaflet of ... *Rosa confirmata*, and had the two specimens been found associated in the same collection they would probably have been regarded as specifically identical." Furthermore, Hollick suggests (p. 125) that "it [*R. cetera*] closely resembles *R. bohémica* Engelhardt (1885) (fig. 43) from the Miocene of Bohemia and *R. lignitum* Heer (1869) (figs. 39-41) from the Miocene of the Baltic."

Rosa dubia Weber (1852) (fig. 63) from the lignite beds of the lower Rhine area in Germany appears to be the first valid, and largest European species, but hardly differing from *R. lignitum*, *R. bohémica*, *R. cetera*, and *R. confirmata*. A strong suggestion of similarity within this group exists, but an equally strong similarity could align it to the *hilliae* section. Another large species, *Rosa nausicaes* Wessel and Weber (1855) (figs. 64, 65) from the same locality as *R. dubia*, does not appear to fit any known category of fossil roses. The two existing leaflets differ strongly from one another in size, general outline, and shape of base which may, however, merely indicate differences between a terminal and a lateral leaflet. The teeth are exceptionally large and the species, in the writer's opinion, is suspect to *Rosa* affinity. Associated thorns (fig. 66) may have belonged to *R. dubia*.

A recently described species, *Rosa legányii* Andreánszky (1959) (figs. 45, 46), from the Sarmatian Oligocene of Hungary, has exceptionally large leaflets (5 cm long, 2½ cm wide). Their size, however, varies according to the number of leaflets on a leaf which is said to range from 9 to 13. This form, with its nearly perpendicular secondary veins, appears to differ from *R. hilliae*, although the smaller size range, shape, and dentation may well relate it to the form species or to its European associates. Another form, *R. sp.* Andreánszky (1959) (fig. 47) from Bánhorvati, Hungary, fits considerably better into the variable series of *R. hilliae* leaflets.

Detached thorns of roses, and stems with attached thorns, are of common occurrence in the fossil record. Where only one species of *Rosa* in a flora is identified by leaflets, associated stems and thorns may well be considered conspecific. In the absence of identifiable foliar material, however, a specific assignment of branches and thorns would be contrary to taxonomic interest. Stems or branches of *Rosa*, nearly 1½ cm in diameter, exist (fig. 48), and those recently discovered in the Grant-Horse Prairie area of Montana (figs. 54, 55), together with associated leaflets, were assigned to *R. hilliae*. Szafer (1947) figures 27 thorns of *Rosa* (Div. spp.) (figs. 60-62) suggesting that their morphological variations indicate several species, one of which appears to have characters common to the East Asiatic Section of the Bracheatae Lindl. Others are suspiciously similar to those in

some forms of *Rubus*.

Thorns apparently emerged as a basic and very successful survival factor in a hostile environment, and their function proved completely adequate to obviate any further specific change. The conservative development of the roses stands in sharp contrast to the evolution of many other modern genera of plants. Thorns have remained an effective protection against foraging animals to this day, so that only insects, fungi, bacteria, and nematodes affect the softer parts of the plant.

A glance at the chart reveals that we could conceivably establish two group-species combinations. One, which is represented by the European *Rosa dubia* (1852) which would include other European and Alaskan species, and the other those from North America and Asia. A presentation of these two groups does not suggest a separation, but merely serves to emphasize variational, perhaps regional similarities of one as compared with the other, and also shows that the *dubia* group is inseparably aligned to the *hilliae* group. On the basis of such similarity and often equivalence in leaflets, a separation does not strengthen the tenuous position of the *dubia* group but rather emphasizes its doubtful validity. An extension and overlapping of variational leaflet characters through a continued addition of new species would easily and strongly align all species with the form species *Rosa hilliae* Lesquereux.

The fact that fossil forms are often similar to their regional living counterparts (conceding the omission of quantitative considerations) speaks strongly in favor of several fossil species of *Rosa*. Variability of morphological features in leaflets of all rose species, fossil and living, is so great, unpredictable, and overlapping that a technical division of fossils, however desirable, will be far more difficult than attempting to separate living roses on the basis of leaflets alone. MacGinite (1953, p. 121), commenting on his *Rosa hilliae* synonymies, states: "Combining these above nominal species is, in a sense, arbitrary, but it is the only course to follow unless we are to give each fossil specimen of *Rosa* a different specific name." Modern rose species are differentiated primarily by diagnostic floral structures which have not been found in the fossil state. Their close specific relationship is demonstrated by the ease with which they hybridize, pointing to undifferentiated common ancestors and a continuance of genetic compatibility. In living species, if genetically they really *are* species, a random collection of leaves will actually defy identification, and, conversely, unless the age of a flora is known, any rose fossil randomly selected, cannot possibly be assigned a specific name excepting in the spirit of uncritical usage by some authors for the various localities and epochs. Foliage of roses is scarcely of value as index fossils unless chosen for the Tertiary as a whole, and it is thus advisable to place them all into the form species *Rosa halliae* Lesquereux.

Literature Cited

- Andreánszky, Gabriel**, 1959. Die Flora der Sarmatischen Stufe in Ungarn, Akadémiai Kiadó, Budapest, 360 pp., 08 pls., figs. 150-152.
- Axelrod, Daniel D.**, 1939. A Miocene flora from the western border of the Mohave desert, Carnegie Inst. Wash. Publ. 516, p. 111, pl. 8, fig. 12.
- , 1944. Pliocene floras of California and Oregon, Carnegie Inst. Wash, Publ. 553, p. 259, pl. 44, fig. 5.
- Becker, Herman F.**, 1961. Oligocene plants from the upper Ruby River basin in southwestern Montana. Geol. Soc. America Mem. 82, p. 74, pl. 23, figs. 7-15.
- 1962a. Resurrection of a landscape. The Garden Journal, 12 (1), p. 8-11, fig. 18.
- , 1962b. Roses of the past. The Garden Journal, 12 (3), p. 103-105, 114,

figs. 1-33.

- Chaney, Ralph W.** 1927. Geology and paleontology of the Crooked River basin with special reference to the Bridge Creek flora. Carnegie Inst. Wash. Publ. 346, p 123, pl. 13, figs. 8, 9.
- Chaney, Ralph W.** and **Daniel D. Axelrod**, 1959. Miocene floras of the Columbia Plateau. Carnegie Inst. Wash. Publ. 617, p. 186, pl. 37, fig. 4.
- Cockerell, T. D. A.**, 1908, Fossil flora of Florissant, Colorado, Amer. Mus. Nat. Hist. Bull. 24, p. 94, pl. 7, fig. 14.
- , 1908 Description of Tertiary plants. Amer. Jour. Sci. 4th Ser., 26, p. 540, text fig. 5.
- Engelhardt, Hermann**, 1885, Die Tertiaerflora des Jesuitengrabens bei Kundratitz in Nordboehmen. K. Leop.-Carol. Deutsche Akad. Naturf., Nova Acta 48, no. 3, p. 78, pl. 24 (19), figs. 10-12.
- Heer, Oswald**, 1869. Miocene Baltische Flora. Beitrage zur Naturkunde Preussens, no. 2, p. 99, pl. 30, fig. 33.
- Hollick, Arthur A.**, 1936, The Tertiary flora of Alaska. U. S. Geol. Survey Prof. Paper 182, p. 125, pl. 70, figs. 8, 9.
- Hu, Hsen Hsu** and **Ralph W. Chaney**, 1940. A Miocene flora from Shantung Province, China. Carnegie Inst. Publ. 507, p. 49, pl. 24, figs. 2-4.
- Knowlton, Frank H.**, 1916. Fossil plants from the Florissant lake beds, Colorado. U. S. Natl. Mus. Proc., 51, p. 273, pl. 17, fig. 1; pl. 22, fig. 4.
- LaMotte, Robert S.**, 1952. Catalogue of the Cenozoic plants of North America through 1950. Geol. Soc. America, Mem. 51, p. 309.
- Lesquereux, Leo**, 1883. The Cretaceous and Tertiary floras of the United States. U. S. Geol. Survey Terr. Rept, 8, p. 199, pl. 40, figs. 16, 17.
- MacGinitie, Harry D.**, 1953, Fossil plants of the Florissant beds, Colorado. Carnegie Inst. Wash. Publ. 599, p. 121, pl. 41, fig. 3; pl. 42, fig. 5; pl. 49, fig. 6.
- , 1962, The Kilgore Flora. Univ. Calif. Publ. Geol. Sci. 35(2), 67-158, 16 pls., 2 figs.
- Miki, S.** 1937. Plant fossils from the Stegodon and Elephas beds near Akashi. Jap. Jour. Bot. 8, no. 303, p. 303-341, figs 5 A-E.
- Ressner, Charles E.**, 1942. Very ancient roses. American Rose Annual, p. 11-15, 8 figs.
- Szafer, Wladyslaw**, 1946. The Pliocene flora of Krosienko in Poland. Polish Akad. of Science, 72, pt. B, no. 2, pl. 9, figs. 36-62.
- Tanai, Toshimasa**, 1961. Neogene floral change in Japan. Jour. Fac. Sci, Hokkaido, Univ. Japan, ser. 4, Geol. and Mineral., 11, no. 2, p. 343, 344, pl. 24, fig. 9.
- Weber, Otto**, 1852. Die Tertiaerflora der Niederrheinischen Braunkohlenformation. ex Palaeontographica, 2, p. 217, 218, pl. 24. fig. 8,
- Wessel, Philip** and **Otto Weber**, 1885. Die Tertiaerflora der Niederrheinischen Braunkohlenformation. ex Palaeontographica 4, (5, 6), p. 48 (158), 49 (150), pl. 9 (28), figs. 12a, b, c

The fossil record of the genus *Rosa*¹

Herman F. Becker

The New York Botanical Garden
New York 55, N. Y.

BECKER, HERMAN F, (The New York Botanical Garden, New York 58, N.Y.). *The fossil record of the genus Rosa*, Bull. Torrey Bot. Club 90: 99-110, 1963---Blätter und Fiederblättchen der Gattung *Rosa* weisen eine große Vielfalt an morphologischen Merkmalen auf, die es unmöglich machen, eine "Art" von einer anderen auf der Grundlage von zufällig ausgewählten Blättern zu unterscheiden. Diese Feststellung gilt auch für fossile Abdrücke. Ebenso wenig ist es möglich, eine enge Verwandtschaft zwischen fossilen Rosen und irgendeiner lebenden Pflanze anzugeben. Es wird vorgeschlagen, 12 amerikanische und asiatische Arten in der Art *Rosa hilliae* Lesquereux, der ältesten benannten Form Nordamerikas, zusammenzufassen und 6 europäische und alaskische Arten in diese Kombination einzubeziehen. Dieser Vorschlag beruht auf der Prämisse, dass alle fossilen Organe von *Rosa* in Verbindung mit einer Beschreibung auf der Grundlage von Blättern oder Blättchen konspezifisch sind, wenn nur eine einzige Art von *Rosa* in einer Flora auf der Grundlage von Blättern benannt wird. Ein Vergleich aller Blatt- und Fiederblattarten von *Rosa* lässt auf eine genetische Variabilitätsbeziehung zwischen allen genannten Formen schließen, die die Gültigkeit der spezifischen Konnotation praktisch zunichte macht. Dieses Verfahren bietet die beste Lösung, um die Schaffung neuer, taxonomisch bedeutungsloser Namen zu verhindern.

Fossile Rosen, die einst als selten galten, waren bereits im Oligozän weit verbreitet, wie ihr Vorkommen an zahlreichen Orten im Westen der Vereinigten Staaten sowie in Europa und Asien beweist. Unsere frühesten Funde, die aus dem Paläo-Eozän stammen (Hollick, 1936), bestätigen eine strikte Beschränkung der *Rosa* auf das Tertiär. Fossile Rosen sind in der Regel mit einer gemäßigten Flora verbunden, die mit modernen Pflanzengemeinschaften vergleichbar ist.

Nur wenige fossile Rosenarten werden den Test der Zeit durch kritische Taxonomen überstehen. Diese kurze Übersicht und Zusammenstellung soll dies verdeutlichen. Leo Lesquereux beschrieb 1883 die erste amerikanische Rose aus den oligozänen Florissant-Schichten in Colorado und nannte sie *Rosa hilliae*. In der Folgezeit wurden in den Vereinigten Staaten und anderswo viele scheinbar unterschiedliche Formen entdeckt, und es kam zu einer Flut von neuen Artnamen. Chaney (1927, S. 123) schlug vor, *Rosa hilliae* zu einer Formart zu machen, indem er die folgenden, zweifellos identischen Formen mit einbezog: *Rosa wilmattae* Cockerell (Blatt), *R. scudleri* Knowlton (Blatt), *R. inquirenda* Knowlton (Kelch) und *R. ruskiniana* Cockerell (Knospe). MacGinitie (1953, S. 121) bestätigte in seinem Werk "Fossil plants of the Florissant beds in Colorado" die Synonymie. Dennoch tauchen in der Literatur neue Artnamen auf, bei denen die morphologische oder variantenmäßige Ähnlichkeit mit den amerikanischen Formarten kaum berücksichtigt wird.

Knospen, Kelche, stachelige Zweige und Stacheln, die rosenartige Verwandtschaft aufweisen, werden hier als artverwandt betrachtet, wenn sie mit gültig beschriebenen Blättern oder Fiederblättchen verbunden sind und wenn nur eine einzige Art von *Rosa* auf der Grundlage von Blättern benannt wird. Zugegeben, ein solches Vorgehen birgt ein

¹ Supported by a grant from the National Science Foundation
Received for publication December 5, 1962

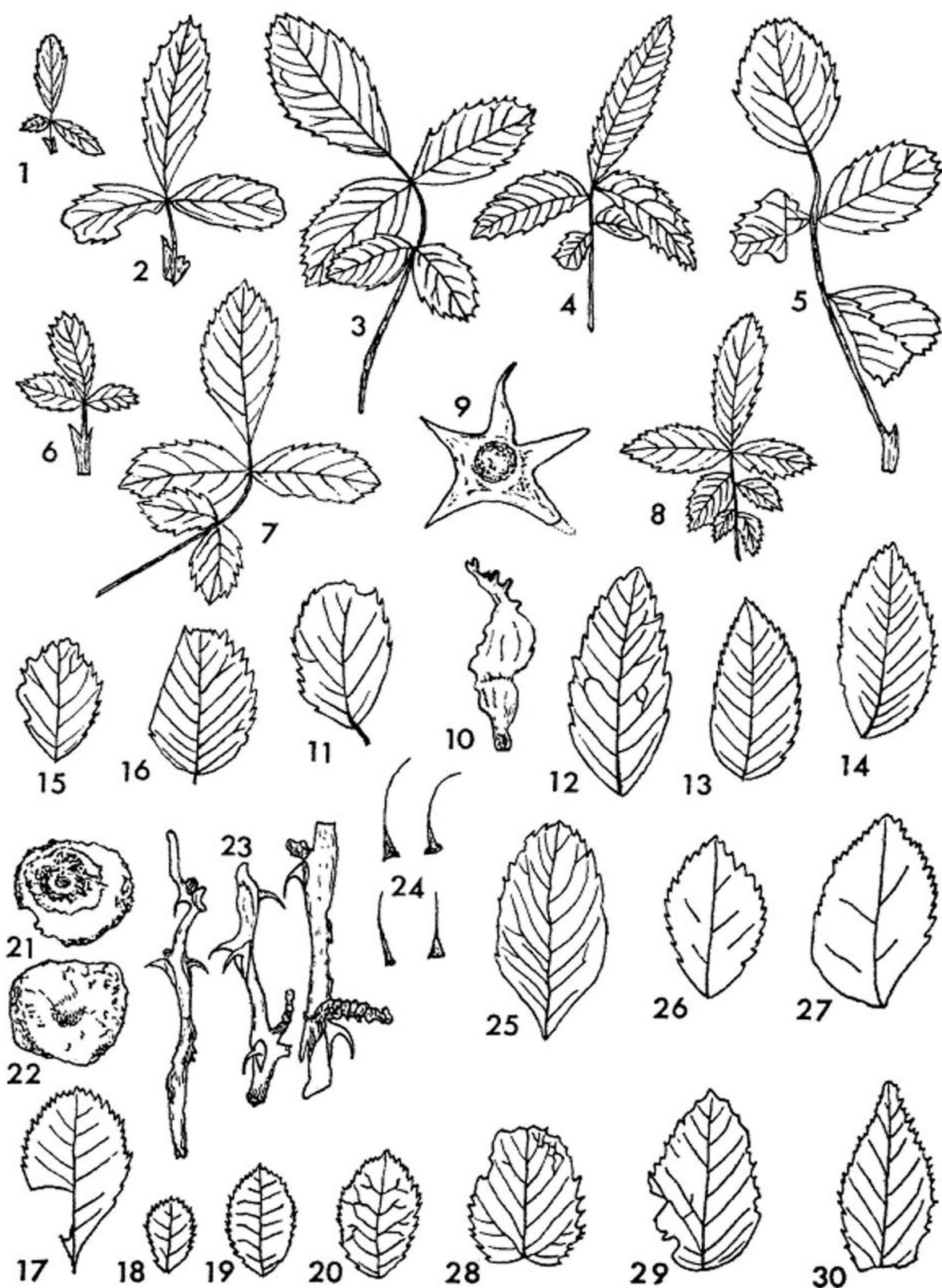


Bild 1-30, Fossile Arten von *Rosa*.—1, 2. *R. hilliae* Lesq.; Blätter; Original Typen. —3, 4. *R. hilliae* Lesq. (MacGinitie, 1953); Blätter. —5, 6. *R. hilliae* Lesq. (Becker, 1961); Blätter. —7. *R. wilmattae* Cockerell; Blatt. —8. *R. scudderii* Knowlton; Blatt. —9. *R. inquirenda* Knowlton; Calyx. —10. *R. ruskiniana* Cockerell; Knospe. —11. *R. hilliae* Lesq.; (Becker, 1961), Blättchen. —12. *R. hilliae* Lesq.; (MacGinitie, 1953), Blättchen. —13, 14. *R. hilliae* Lesq.; (Chaney, 1927) Blättchens. —15. *R. miocenica* Axelrod; Blättchen. —16. *R. alvordensis* Axelrod; Blättchen. —17-20 *R. akashiensis* Miki; Blättchen—21, 22. *R. akashiensis* Miki; Frucht (21, Ansicht von oben; 22, Ansicht von unten).—23. *R. akashiensis* Miki; Zweige—24. *R. akashiensis* Miki; Borsten von der Blattunterseite x100.—25. *R. harneyana* Chaney and Axelrod; Blättchen.—26, 27. *R. usuyensis* Tanai; Blättchen—28-30. *R. shanwangensis* Hu und Chaney; Blättchen.

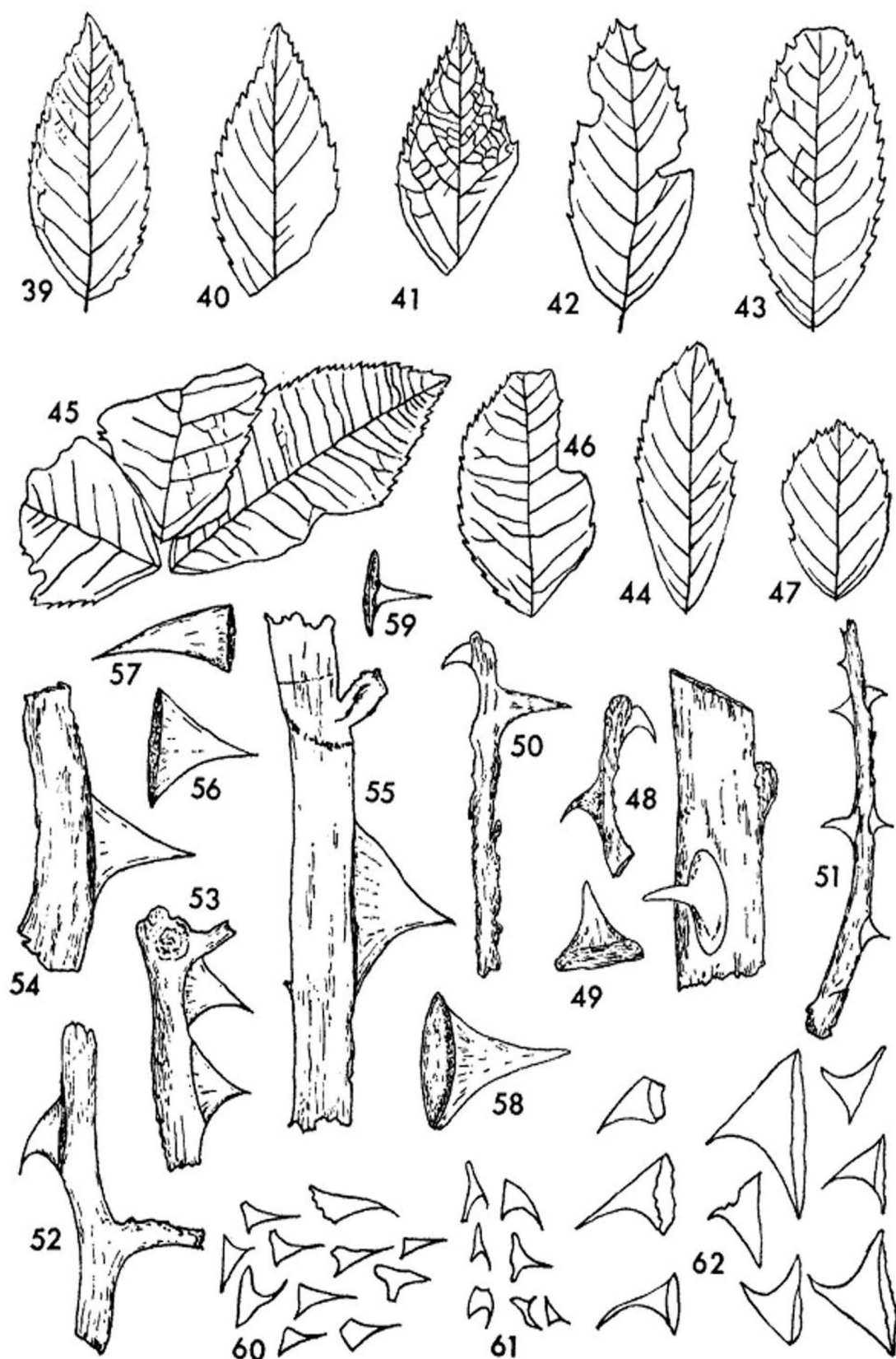


Bild 39-62, Fossile Arten von *Rosa*—39, 40. *R. lignitum* Heer; (Engelhardt, 1885) Blättchen.—41. *R. lignitum* Heer; Blättchen.—42. *R. cetera* Hollick; Blättchen.—43. *R. bohémica* Engelhardt; Blättchen.—44. *R. confirmata* Hollick; Blättchen.—45, 46. *R. legányii* Andreánszky; Blättchen.—47. *R. sp.* Bánhorvati Andreánszky; Blättchen.—48, 49. *R. polyantha* Sieb. and Zucc.; (Miki, 1937); 48, Zwei Zweige 49, Stachel.—50. *R. hilliae* Lesq. (Becker, 1961) Zweig.—51. *R. hilliae* Lesq. (Chaney, 1927) Zweig.—52-55. *R. hilliae* Lesq. (Becker, Grant, Mont. 1962;) Zweige.—56-58. *R. hilliae* Lesq. (Becker, Grant, Mont, 1962;) Stacheln.—59. *R. hilliae* Lesq. (Becker, 1961); Stachel.—60-62. *R. spp.* Szafer, 1946; Stacheln 3 Typen in Gruppen von 11, 7, 9.

gewisses "Risiko". Es beinhaltet im Prinzip zwei Denkansätze, zum einen, dass jeder verwandten Struktur ein anderer spezifischer Name zugewiesen wird, wenn sie dissoziiert gefunden wird. Dieses Verfahren erhöht automatisch die Zahl der neuen Formen, mit denen der Paläobotaniker umgehen muss. Der Autor und andere vertreten eine zweite Prämisse, die eine unnötige Zunahme der fossilen Artnamen nicht akzeptieren will, wenn die Wahrscheinlichkeit, dass solche dissoziierten Strukturen zur selben morphologischen Einheit gehören, überwältigend ist.

Wenn wir warten, bis organische Verbindungen zwischen Blättern, dornigen Zweigen, Blüten, Kelchen, Früchten und Samen gefunden werden, werden wir und vielleicht mehrere Generationen von Paläobotanikern den Tag vielleicht nie erleben. Solche Verbindungen sind in den Fossilien selten, abgesehen von einigen klassischen Beispielen, die das Gegenteil beweisen. Wenn in einer großen Flora nur eine einzige Art von Blättern identifiziert wurde und andere Strukturen der gleichen Gattung vorhanden sind, können wir mit großer Wahrscheinlichkeit davon ausgehen, dass es sich um eine Art handelt. Chaney (1927), MacGinitie (1953) und viele andere Autoren gehen von dieser Prämisse aus. In MacGinities jüngstem Aufsatz über die Kilgore Flora (Okt. 1962) werden zwei neue Arten von *Platanus* und *Cladrastis* beschrieben, die jeweils getrennte Blätter und Früchte mit demselben Namen tragen. Der Autor ist der Ansicht, dass eine solche Praxis für die Paläobotanik weniger verwirrend ist als die Erfindung neuer Namen für zweifellos verwandte Strukturen.

Unter den fossilen Rosen sind die amerikanischen und asiatischen Formen wesentlich zahlreicher und einander ähnlicher als die europäischen Formen. Die europäischen Formen wiederum weisen im Wesentlichen die gleichen morphologischen Merkmale auf, abgesehen vielleicht von einer allgemein etwas größeren Größe als ökologischer oder variantenbedingter Faktor.

Die beigefügte Tabelle verdeutlicht die Unwägbarkeiten des taxonomischen Denkens und bietet damit einen Hoffnungsschimmer für das nomenklatorische Vorgehen. Auf der Grundlage einer Überprüfung von Artbeschreibungen, Abbildungen und Exemplaren wird hier eine Verwandtschaft dieser "Arten" vorgestellt, mit dem Ziel, die Gültigkeit der amerikanischen Formenart *Rosa hilliae* Lesquereux zu stärken. Bei einer längst überfälligen Zusammenstellung von Rosenarten werden die Zeichnungen von Fossilien als exakte Nachbildungen von publizierten Abbildungen dem beabsichtigten Zweck dienen und nebenbei die Schwierigkeiten bei der fossilen Artbildung verdeutlichen. Gleichzeitig werden Abbildungen von Blättchen derjenigen lebenden Rosenarten gezeigt, die zum Vergleich mit den Fossilien herangezogen werden (Abb. 67-84). Bei der Sichtung der einschlägigen Bemerkungen unserer fossilen Rosenautoren wird hier die Annahme einer Formart empfohlen, die auf bedeutsamen morphologischen Ähnlichkeiten beruht.

Die Arten der jüngsten Gruppe aus dem Mio-Pliozän, die durch *Rosa alvordensis* Axelrod, *R. akashiensis* Miki, *R. shanwangensis* Hu und Chaney und *R. usuyensis* Tanai vertreten werden, weisen einige gemeinsame herausragende Merkmale auf, sind aber zugegebenermaßen kaum von *R. hilliae* Lesq zu unterscheiden. Axelrod stellt fest, dass sich *R. alvordensis* (Abb. 16) von *R. hilliae* aus den Fundorten Bridge Creek und Florissant durch den Rand und die Form unterscheidet, insbesondere durch die stärker abgerundete Basis im Vergleich zur allgemein spitz zulaufenden oder keilförmigen Basis von *R. hilliae* (Abb. 1-6; 11-14). Ein Vergleich aller verfügbaren Abbildungen und Exemplare von *R. hilliae*, einschließlich der Exemplare aus dem Rubinpapierschiefer in Montana, zeigt jedoch eine abgestufte Reihe von Fiederblättchenbasen, die von schmal über breit keilförmig bis abgerundet reichen. In Ermangelung fossiler Blüten und der Unspezifität von Ästen und Stacheln bleiben die Fiederblättchen der einzige verfügbare Beweis für eine mögliche Korrelation untereinander und mit lebenden Pflanzen (Abb. 67-84). Axelrod (1944, S. 259) schließt sich dieser Schlussfolgerung an und stellt fest: "Bei einer Gattung wie *Rosa* ist es offensichtlich nicht möglich, eine Verwandtschaft zwischen fossilen Arten und einer einzigen lebenden Pflanze festzustellen."

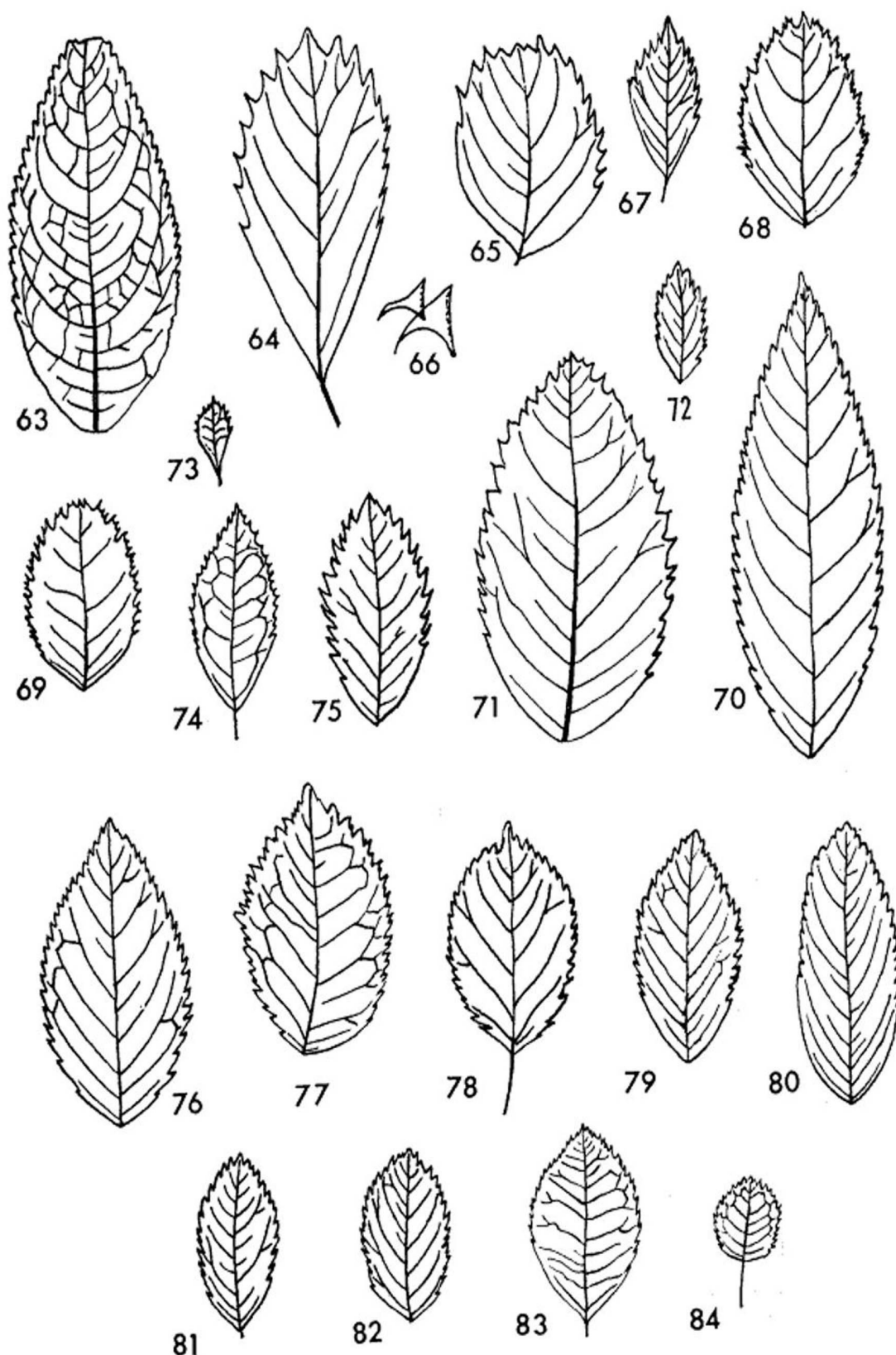


Bild 63-66. Fossile Arten von *Rosa*. Bild 67-84. Lebende Arten von *Rosa* im Vergleich zu den Fossilen (New York Botanical Garden Herbarium).—63. *R. dubia* Weber, 1852; Blättchen—64-66. *R. nausicaes* Wess., and Web., 1855; 64, 65, Blättchen; 66, Stacheln.—67. *R. arizonica* Rydberg.—68. *R. californica* Cham. and Schlecht.—69. *R. gymnocarpa* Nuttall.—70. *R. palustris* Marsh.—71, 72. *R. nutkana* var. *hispida* Rydberg.—73, 74. *R. microphylla* Roxburgh.—75. *R. mohavensis* Parish.—76. *R. setigera* Michaux.—77, *R. nutkana* Presl.—78. *R. multiflora* Thunberg.—79. *R. woodsii* var. *ultramontana* (S. Wats.) Jeps.—80. *R. rugosa* Thunberg.—81. *R. woodsii* Lindley.—82. *R. pisocarpa* Gray.—83. *R. roxburghii* Trattinnik.—84. *R. pimpinellifolia* L.

Die End- und Seitenblätter von *R. akashiensis* Miki (1937) (Abb. 17-20) aus dem Pliozän Japans zeigen eine bemerkenswerte Ähnlichkeit mit denen von *R. hilliae*, aber ein Vergleich mit dieser Art in der Originalbeschreibung fehlt, da es leider oft üblich ist, ähnliche, wenn nicht identische Arten von einem anderen Kontinent zu ignorieren. Es sollte noch einmal betont werden, dass die Rosen des Tertiärs weltweit verbreitet waren und dass zu verschiedenen Zeiten die interkontinentale Ausbreitung einer Art leicht möglich war.

Rosa usuyensis Tanai (1961) (Abb. 26, 27) aus dem frühen bis mittleren Miozän Japans basiert auf "etwas schlecht erhaltenem" Material und ist zugegebenermaßen "sehr nah an *R. akashiensis*" (Miki, S. 344). Sie ist außerdem "auch ähnlich zu *R. alvordensis* Axelrod aus dem frühen Pliozän von Oregon" (Miki, S. 344). *R. shanwangensis* Hu und Chaney (1940) (Abb. 28-30) scheint trotz gegenteiliger Bemerkungen kaum, wenn überhaupt, von der japanischen Art entfernt zu sein und ist in Form und Verzahnung fast nicht von *R. alvordensis* zu unterscheiden. Alle vier Arten weisen in der Tat eine gewisse strukturelle Verwandtschaft untereinander sowie mit einigen Exemplaren von *R. hilliae* auf, und es ist nach Ansicht des Verfassers nicht schlüssig bewiesen, dass sie sich wesentlich von dieser Art unterscheiden. An dieser Stelle sollte betont werden, dass fossile Flora, die Rosen enthält, durch Arten repräsentiert wird, die auf nur einem oder sehr wenigen Blättern oder Blättchen basieren. Es scheint widersprüchlich, dass einige der Autoren, die die Bedeutung der quantitativen Analyse betonen, gültige Implikationen dieses Aspekts im Falle ihrer eigenen fossilen Rosenarten ignorieren. Abgesehen von möglicherweise authentischen Exemplaren von *Rosa hilliae*, einschließlich der Kombinationen von Chaney und MacGinitie, sind keine quantitativen Auswertungen möglich. Eine quantitative Analyse muss sich nicht nur auf die Häufigkeit des Vorkommens beziehen, sondern auch auf die morphologische Wiederholung von Merkmalen für eine Norm oder einen Durchschnitt. Einzelne Blätter oder Fiederblättchen liefern keine derartigen Anhaltspunkte, da die offensichtlichen Variationen in Größe und Form der Fiederblättchen bei lebenden Arten jede starre morphologische Abgrenzung ausschließen. Die sorgfältige Durchsicht von Herbarbelegen und Beobachtungen im Freiland zeigen, dass Blätter und Fiederblättchen an einer Pflanze manchmal fünfmal so groß sind wie an anderen, dass die Form der Fiederblättchenbasen und -spitzen stark variiert und dass auch die Nebenblätter nicht einem einzigen Merkmal entsprechen. Blätter und Fiederblättchen lebender Rosen im oberen Ruby-River-Gebiet in Montana sind beispielsweise an den Pflanzen auf den nördlichen und östlichen Expositionen der Drywashes deutlich größer als auf den westlichen oder auf den exponierten Halbwüstenflächen der Pedimente. Eine jahreszeitliche oder jährliche Schwankung der Feuchtigkeitzufuhr spiegelt sich zweifellos auch in der Größe des Laubes wider.

Rosa hilliae (Abb. 1-6; 11-14; 50-59) aus dem Oligo-Miozän, als prioritäre Art der amerikanischen Gruppe, sollte die miozäne *R. miocenica* Axelrod, die oligozäne *R. ? inguirenda* Knowlton, *R. scudder* Knowlton und die paläo-eozäne *R. cetera* Hollick und *R. confirmata* Hollick aus Alaska einschließen.

Das unvollständige Exemplar von *R. miscenica* Axelrod (1939) (Abb. 15) aus der Mohave-Wüste unterscheidet sich nach Ansicht des Autors "von der nördlichen *R. hilliae* durch seine Form, seine geringere Größe und seine ökologischen Hinweise." Ein Vergleich von Form, Größe und Nervatur dieses Fiederblättchens mit dem von *R. hilliae* zeigt jedoch, dass diese Merkmale mit denen einiger Fiederblättchen aus den Gebieten Bridge Creek, Florissant und Ruby übereinstimmen. Da alle lebenden angeblichen Rosenarten unabhängig von den ökologischen Bedingungen eine große relative Größenvariation aufweisen, kann ein kleines, einzelnes, abgetrenntes Fiederblättchen durchaus von einer im Allgemeinen mesischen Pflanze stammen, und wenn nicht viele Fiederblättchen von einheitlich kleiner Größe in einer Flora anzutreffen sind, kann die Winzigkeit eines Fiederblättchens nicht als Indikator für trockene Bedingungen angesehen werden.

TAFEL 1. Fossile Rosen

Arten von Rosa	Autor	Jahr	Erdzeitalter	Flora / Fundstelle	Land / Region	Postulierte (Behauptete) Beziehung zweier "Gruppenkombinationen"
<i>alvordensis</i>	Axelrod	1944	Pliocene	Alvord Creek	Oregon	<i>dubia</i> X <i>hillae</i>
<i>akashiensis</i>	Miki	1937	Fluocene	Akashi	Japan	X
<i>bohemica</i>	Engelhardt	1885	Miocene	Kundratitz	Nord-Böhmen	X →
<i>cetera</i>	Hollick	1936	Paleo-Eocene	Matanuska	Alaska	X →
<i>confirmata</i>	Hollick	1936	Paleo-Eocene	Katchemak	Alaska	X →
<i>dubia</i>	Weber	1852	Oligo-Miocene	Braunkohlen	Deutschland	X →
<i>harneyana</i>	Chaney et Ax.	1959	Miocene	Upper Cedarville	Kalifornien	X
<i>hillae</i>	Lesquereux	1883	Oligocene	Florissant	Colorado	X
<i>inquirenda</i>	Knowlton	1916	Oligocene	Florissant	Colorado	X
<i>legányii</i>	Andreánszky	1959	Olipocene	Sarmat	Ungarn	(Calyx) X →
<i>lignitum</i>	Heer	1869	Miocene	Baltic	Ost-Europa	X →
<i>miocenica</i>	Axelrod	1939	Miocene	Tehachapi	Kalifornien	X
<i>nausicaes</i>	Wess, & Web.	1855	Oligo-Miocene	Braunkohlen	Deutschland	(unabhängig)
<i>polyantha</i>	Sieb. & Zucc.		Plio-Pleistocene	Akashi	Japan	(Zweige)
<i>ruskineana</i>	Cockerell	1908	Oligocene	Florissant	Colorado	(Knospe) X
<i>scudderii</i>	Knowlton	1916	Oligocene	Florissant	Colorado	X
<i>shanwangensis</i>	Hu & Chaney	1940	Miocene	Shantung	Ost-China	X
<i>usuyensis</i>	Tanai	1961	Miocene	Daijima	Japan	X
<i>wilmattae</i>	Cockerell	1908	Oligocene	Florissant	Colorado	X
<i>sp. Bánhorvati</i>	Andreánszky	1959	Oligocene	Sarmat	Ungarn	X
<i>Div. Spp.</i>	Szafer	1947	Pliocene	Kroskienko	Polen	(Stacheln, unterscheiden sich von <i>hillae</i> Gruppe)
<i>sp.</i>	var. authors	1962	Oligo-Miocene	Florissant	Colo., Montana	(Zweige) X
<i>sp.</i>	var. authors	1961	Oligo-Miocene	Ruby, Grant Florissant Ruby	Colo., Montana	(Stacheln) X

Rosa harneyana Chaney und Axelrod (1959) (Abb. 25) unterscheidet sich von *R. hilliae* vor allem dadurch, dass sie eine keilförmige und nicht eine abgerundete Basis hat. Diese Beobachtung scheint allen Belegen für die Fiederblättchen von *R. hilliae* zu widersprechen, die in den meisten Fällen eine leicht gekrümmte bis keilförmige Basis haben. Die Autoren stellen auch fest (S. 186): "Es ist klar, dass eine spezifische Trennung der modernen Fiederblättchen kaum möglich ist, und in ähnlicher Weise könnte sich unsere Art [*R. harneyana*] im Lichte des reichhaltigeren Materials als nicht von *R. hilliae* unterscheidbar erweisen." Obwohl man sich mit den Autoren einig ist (S. 156), "dass nicht nur eine einzige *Rosa*-Art im Miozän" [oder während des gesamten Tertiärs] Bachufer und feuchte Wälder besiedelt hat, ändert dieser Konsens nichts an der Tatsache, dass fossile Rosenblättchen ebenso wenig voneinander zu unterscheiden sind wie die von lebenden Pflanzen und daher zu einer Art zusammengefasst werden sollten. Der Zweifel der Autoren an der Gültigkeit von *R. miocenica* oder ihrer Ähnlichkeit mit *R. harneyana* kommt vage in der Aussage (S. 186) zum Ausdruck, "dass sie wesentlich kleiner ist als *R. harneyana*, was angesichts ihrer semiariden Umgebung zu erwarten ist."

Es besteht Einigkeit darüber, dass *Rosa wilmattae* Cockerell (1908) (Abb. 7) und *R. scudleri* Knowlton (1916) (Abb. 8), beide aus Florissant, mit *R. hilliae* identisch sind. Die Fossilienfunde aus dem oligozänen Ruby-Paper-Schiefer bestätigen diese Schlussfolgerung voll und ganz. *R. ? inquirenda* Knowlton (1916) (Abb. 9) stellt einen fünfflügeligen Kelch dar, dessen Zuordnung zu *Rosa* zweifelhaft ist. Da es sich bei diesem Exemplar um ein Florissant-Fossil handelt, ebenso wie bei Lesquereuxs *R. hilliae*, sollte der Kelch, wenn er von einer Rose stammt, korrekt *R. hilliae* zugeordnet werden. Die gleiche Argumentation gilt für den Knospenabdruck von *R. ruskiniana* Cockerell (1908) (Abb. 10), ebenfalls aus dem Florissant.

Zwei Arten aus Alaska aus dem Paläo-Eozän, *R. cetera* Hollick (1936) (Abb. 42) und *R. confirmata* Hollick (1936) (Abb. 44), erweitern den Fossilnachweis von *Rosa* bis zur Basis des Tertiärs. Hollick nahm eine Verwandtschaft seines alaskischen Exemplars mit der Formart vorweg, als er feststellte (S. 125), dass *R. confirmata* durchaus zur *hilliae*-Gruppe gehören könnte, abgesehen von der stärker abgerundeten Basis der Fiederblättchen, ihrer größeren Größe und ihrer unterschiedlichen Anzahl auf einem Blatt". Alle diese Merkmale können auf einer einzigen lebenden Pflanze zu finden sein. Hollick zitiert *R. hilliae*, *R. wilmattae* und *R. scudleri* und fährt fort (S. 125): "Unser Exemplar [*R. confirmata*] unterscheidet sich nur wenig von einem von ihnen, und seine Ähnlichkeit mit dem endständigen Fiederblatt von *R. scudleri* ist so auffallend, dass man sie vielleicht als identisch ansehen könnte." In Bezug auf *R. cetera* weist Hollick darauf hin (S. 125), dass "dieses Exemplar ein Seitenblättchen von ... *Rosa confirmata* sein könnte, und wenn die beiden Exemplare zusammen in derselben Sammlung gefunden worden wären, hätte man sie wahrscheinlich als spezifisch identisch angesehen." Darüber hinaus schlägt Hollick (S. 125) vor, dass "sie [*R. cetera*] *R. bohémica* Engelhardt (1885) (Abb. 43) aus dem Miozän von Böhmen und *R. lignitum* Heer (1869) (Abb. 39-41) aus dem Miozän der Ostsee sehr ähnlich ist."

Rosa dubia Weber (1852) (Abb. 63) aus den Braunkohleflözen des Niederrheingebiets in Deutschland scheint die erste gültige und größte europäische Art zu sein, die sich jedoch kaum von *R. lignitum*, *R. bohémica*, *R. cetera* und *R. confirmata* unterscheidet. Es gibt einen starken Hinweis auf eine Ähnlichkeit innerhalb dieser Gruppe, aber eine ebenso starke Ähnlichkeit könnte sie in die Sektion *hilliae* einordnen. Eine weitere große Art, *Rosa nausicaes* Wessel und Weber (1855) (Abb. 64, 65) vom gleichen Fundort wie *R. dubia*, scheint in keine bekannte Kategorie fossiler Rosen zu passen. Die beiden vorhandenen Fiederblättchen unterscheiden sich stark voneinander in Größe, allgemeinem Umriss und Form der Basis, was jedoch lediglich auf Unterschiede zwischen einem endständigen und einem seitlichen Fiederblättchen hinweisen könnte. Die Zähne sind außergewöhnlich groß und die Art ist nach Meinung des Verfassers verdächtig, mit *Rosa* verwandt zu sein. Die zugehörigen Stacheln (Abb. 66) könnten zu *R. dubia* gehört haben.

Eine kürzlich beschriebene Art, *Rosa leganyii* Andreanszky (1959) (figs. 45, 46), aus dem Sarmat-Oligozän von Ungarn, hat außergewöhnlich große Fiederblättchen (5 cm lang, 2½ cm breit). Ihre Größe variiert jedoch in Abhängigkeit von der Anzahl der Fiederblättchen auf einem Blatt, die zwischen 9 und 13 liegen soll. Diese Form mit ihren fast senkrecht verlaufenden Nebennerven scheint sich von *R. hilliae* zu unterscheiden, obwohl die geringere Größe, Form und Zähnung sie durchaus mit der Formart oder ihren europäischen Verwandten in Verbindung bringen könnte. Eine andere Form, *R. sp.* Andreánszky (1959) (Abb. 47) aus Bánhorvati, Ungarn, passt wesentlich besser in die variable Reihe der Fiederblätter von *R. hilliae*.

Abgetrennte Stacheln von Rosen und Stängel mit angehängten Stacheln sind in fossilen Funden häufig zu finden. Wenn in einer Flora nur eine Art von *Rosa* anhand von Blättern identifiziert werden kann, können die zugehörigen Stängel und Stacheln durchaus als konspezifisch angesehen werden. In Ermangelung von identifizierbarem Blattmaterial würde eine spezifische Zuordnung von Zweigen und Stacheln jedoch dem taxonomischen Interesse zuwiderlaufen. Es gibt Stängel oder Äste von *Rosa* mit einem Durchmesser von fast 1½ cm (Abb. 48), und die kürzlich in der Grant-Horse-Prärie in Montana entdeckten (Abb. 54, 55) wurden zusammen mit den dazugehörigen Blättern *R. hilliae* zugeordnet. Szafer (1947) zeigt 27 Stacheln von *Rosa* (Div. spp.) (Abb. 60-62), deren morphologische Variationen auf mehrere Arten hindeuten, von denen eine gemeinsame Merkmale mit der ostasiatischen Sektion der *Bracheatæ* Lindl zu haben scheint. Andere ähneln verdächtig denen einiger Formen von *Rubus*.

Die Stacheln entstanden offenbar als grundlegender und sehr erfolgreicher Überlebensfaktor in einer feindlichen Umgebung, und ihre Funktion erwies sich als völlig ausreichend, um jede weitere spezifische Veränderung zu verhindern. Die konservative Entwicklung der Rosen steht in scharfem Kontrast zur Evolution vieler anderer moderner Pflanzengattungen. Die Stacheln sind bis heute ein wirksamer Schutz vor Fressfeinden geblieben, so dass nur Insekten, Pilze, Bakterien und Nematoden die weichen Teile der Pflanze befallen.

Ein Blick auf die Tabelle zeigt, dass zwei Gruppen Arten-Kombinationen denkbar sind. Eine, die durch die europäische *Rosa dubia* (1852) repräsentiert wird und andere europäische und alaskische Arten einschließen würde, und die andere, die aus Nordamerika und Asien stammt. Eine Darstellung dieser beiden Gruppen legt keine Trennung nahe, sondern dient lediglich dazu, die variablen, vielleicht regionalen Ähnlichkeiten der einen mit der anderen hervorzuheben, und zeigt außerdem, dass die *dubia*-Gruppe untrennbar mit der *hilliae*-Gruppe verbunden ist. Auf der Grundlage einer solchen Ähnlichkeit und oft auch Äquivalenz in den Fiederblättchen stärkt eine Trennung nicht die schwache Position der *dubia*-Gruppe, sondern unterstreicht eher ihre zweifelhafte Gültigkeit. Eine Erweiterung und Überlappung der variablen Blattmerkmale durch eine fortgesetzte Hinzufügung neuer Arten würde alle Arten leicht und stark mit der Form *Rosa hilliae* Lesquereux in Einklang bringen.

Die Tatsache, dass fossile Formen oft ihren regionalen lebenden Gegenstücken ähneln (wenn man von quantitativen Überlegungen absieht), spricht stark für mehrere fossile Arten von *Rosa*. Die Variabilität der morphologischen Merkmale in den Fiederblättern aller Rosenarten, ob fossil oder lebendig, ist so groß, unvorhersehbar und überschneidend, dass eine technische Unterteilung der Fossilien, so wünschenswert sie auch sein mag, weitaus schwieriger sein wird als der Versuch, lebende Rosen allein anhand der Fiederblätter zu unterscheiden. MacGinitie (1953, S. 121) stellt in seinem Kommentar zu seinen *Rosa hilliae*-Synonymien fest "Die Kombination dieser oben genannten Arten ist in gewisser Weise willkürlich, aber es ist der einzige Weg, den wir einschlagen können, wenn wir nicht jedem fossilen Exemplar von *Rosa* einen anderen spezifischen Namen geben wollen." Die modernen Rosenarten unterscheiden sich in erster Linie durch diagnostische Blütenstrukturen, die im fossilen Zustand nicht gefunden wurden. Ihre enge spezifische Verwandtschaft zeigt sich in der Leichtigkeit, mit der sie

hybridisieren, was auf undifferenzierte gemeinsame Vorfahren und eine anhaltende genetische Kompatibilität hindeutet. Wenn es sich bei den lebenden Arten genetisch gesehen *wirklich* um Arten handelt, kann eine zufällige Sammlung von Blättern nicht identifiziert werden, und umgekehrt kann ein zufällig ausgewähltes Rosenfossil, sofern das Alter der Flora nicht bekannt ist, unmöglich einen spezifischen Namen erhalten, es sei denn im Sinne des unkritischen Gebrauchs einiger Autoren für die verschiedenen Orte und Epochen. Die Blätter von Rosen sind als Indexfossilien kaum von Wert, es sei denn, sie werden für das Tertiär als Ganzes ausgewählt, und es ist daher ratsam, sie alle in die Form *Rosa halliae* Lesquereux zu stellen.

Verwendete Literatur

- Andreánszky, Gabriel**, 1959. Die Flora der Sarmatischen Stufe in Ungarn, Akadémiai Kiadó, Budapest, 360 pp., 08 pls., figs. 150-152.
- Axelrod, Daniel D.**, 1939. A Miocene flora from the western border of the Mohave desert, Carnegie Inst. Wash. Publ. 516, p. 111, pl. 8, fig. 12.
- , 1944, Pliocene floras of California and Oregon, Carnegie Inst. Wash, Publ. 553, p. 259, pl. 44, fig. 5.
- Becker, Herman F.**, 1961. Oligocene plants from the upper Ruby River basin in southwestern Montana. Geol. Soc. America Mem. 82, p. 74, pl. 23, figs. 7-15.
- , 1962a. Resurrection of a landscape. The Garden Journal, 12 (1), p. 8-11, fig. 18.
- , 1962b. Roses of the past. The Garden Journal, 12 (3), p. 103-105, 114, figs. 1-33.
- Chaney, Ralph W.** 1927. Geology and paleontology of the Crooked River basin with special reference to the Bridge Creek flora. Carnegie Inst. Wash. Publ. 346, p 123, pl. 13, figs. 8, 9.
- Chaney, Ralph W.** and **Daniel D. Axelrod**, 1959. Miocene floras of the Columbia Plateau. Carnegie Inst. Wash. Publ. 617, p. 186, pl. 37, fig. 4.
- Cockerell, T. D. A.**, 1908, Fossil flora of Florissant, Colorado, Amer. Mus. Nat. Hist. Bull. 24, p. 94, pl. 7, fig. 14.
- , 1908 Description of Tertiary plants. Amer. Jour. Sci. 4th Ser., 26, p. 540, text fig. 5.
- Engelhardt, Hermann**, 1885, Die Tertiaerflora des Jesuitengrabens bei Kundratitz in Nordboehmen. K. Leop.-Carol. Deutsche Akad. Naturf., Nova Acta 48, no. 3, p. 78, pl. 24 (19), figs. 10-12.
- Heer, Oswald**, 1869. Miocaene Baltische Flora. Beiträe zur Naturkunde Preussens, no. 2, p. 99, pl. 30, fig. 33.
- Hollick, Arthur A.**, 1936, The Tertiary flora of Alaska. U. S. Geol. Survey Prof. Paper 182, p. 125, pl. 70, figs. 8, 9.
- Hu, Hsen Hsu** and **Ralph W. Chaney**, 1940. A Miocene flora from Shantung Province, China. Carnegie Inst. Publ. 507, p. 49, pl. 24, figs. 2-4.
- Knowlton, Frank H.**, 1916. Fossil plants from the Florissant lake beds, Colorado. U. S. Natl. Mus. Proc., 51, p. 273, pl. 17, fig. 1; pl. 22, fig. 4.
- LaMotte, Robert S.**, 1952. Catalogue of the Cenozoic plants of North America through 1950. Geol. Soc. America, Mem. 51, p. 309.
- Lesquereux, Leo**, 1883. The Cretaceous and Tertiary floras of the United States. U. S. Geol. Survey Terr. Rept, 8, p. 199, pl. 40, figs. 16, 17.

- MacGinitie, Harry D.**, 1953, Fossil plants of the Florissant beds, Colorado. Carnegie Inst. Wash. Publ. 599, p. 121, pl 41, fig. 3; pl. 42, fig. 5; pl. 49, fig. 6.
- , 1962, The Kilgore Flora. Univ. Calif. Pubhl. Geol. Sei. 35(2), 67-158, 16 pls., 2 figs.
- Miki, S.** 1937. Plant fossils from the Stegodon and Elephas beds near Akashi. Jap. Jour. Bot. 8, no. 303, p. 303-341, figs 5 A-E.
- Ressner, Charles E.**, 1942. Very ancient roses. American Rose Annual, p. 11-15, 8 figs.
- Szafer, Wladyslaw**, 1946. The Pliocene flora of Kroscienko in Poland. Polish Akad. of Science, 72, pt. B, no. 2, pl. 9, figs. 36-62.
- Tanai, Toshimasa**, 1961. Neogene floral change in Japan. Jour. Fae. Sci, Hokkaido, Univ. Japan, ser. 4, Geol. and Mineral., 11, no. 2, p. 343, 344, pl. 24, fig. 9.
- Weber, Otto**, 1852. Die Tertiaerflora der Niederrheinischen Braunkohlenformation. ex Palaeontographica, 2, p. 217, 218, pl. 24. fig. 8,
- Wessel, Philip and Otto Weber**, 1885. Die Tertiaerflora der Niederrheinischen Braunkohlenformation. ex Palaeontographica 4, (5, 6), p. 48 (158), 49 (150), pl. 9 (28), figs. 12a, b, c

Bilder fossiler Rosen

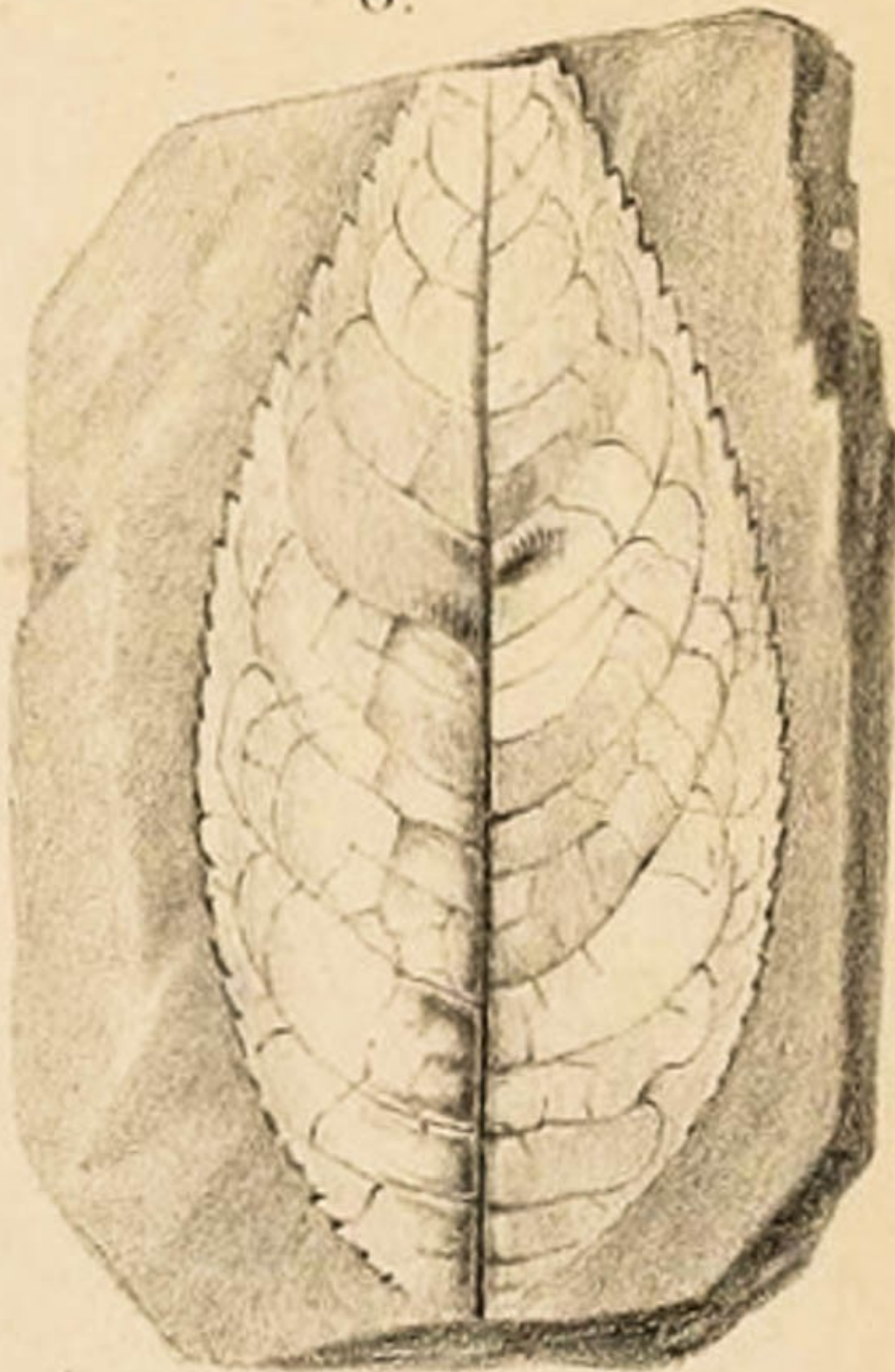


Rosa hilliae Lesq.



Rosa hilliae Lesq.

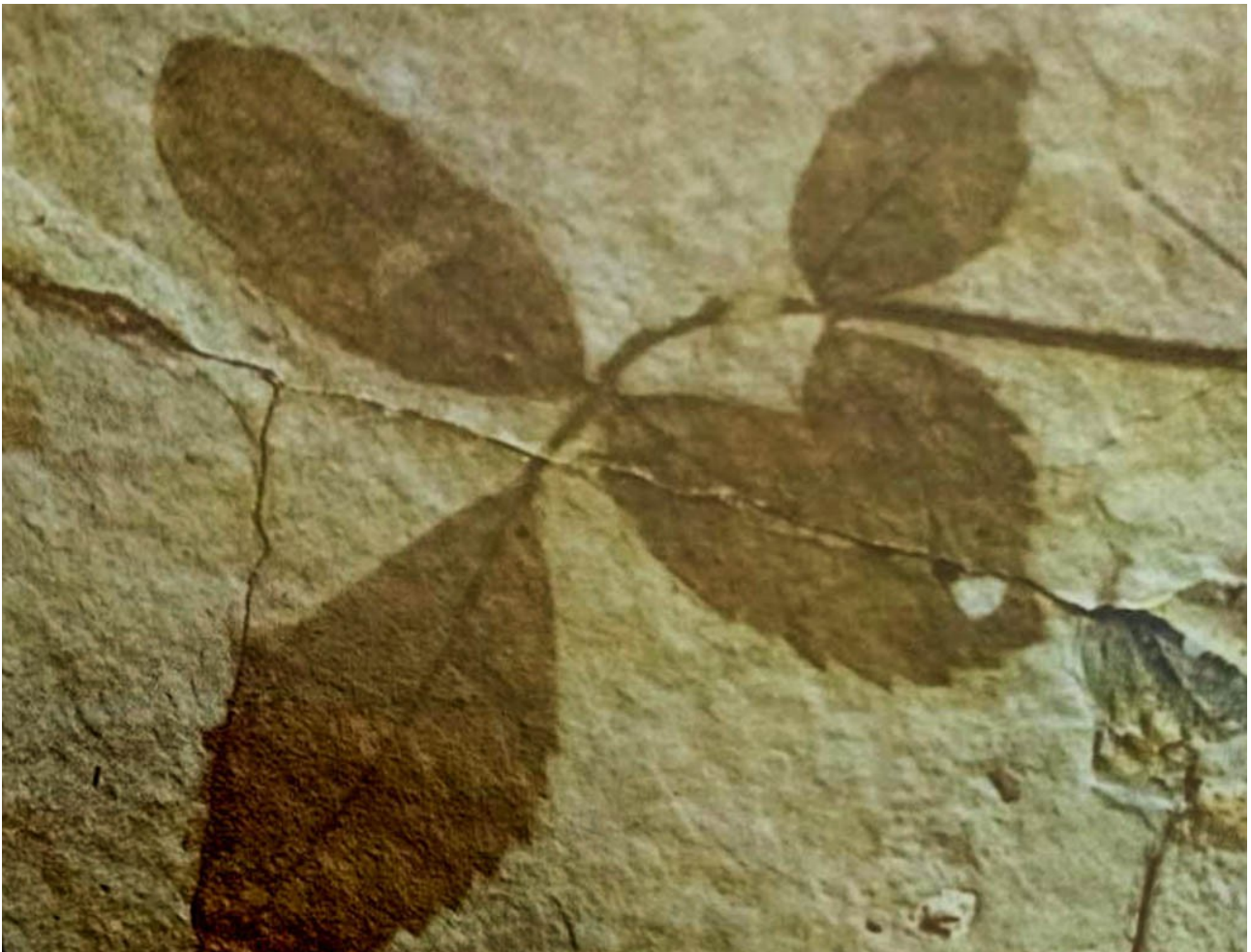
8.



Rosa dubia C.O.Weber



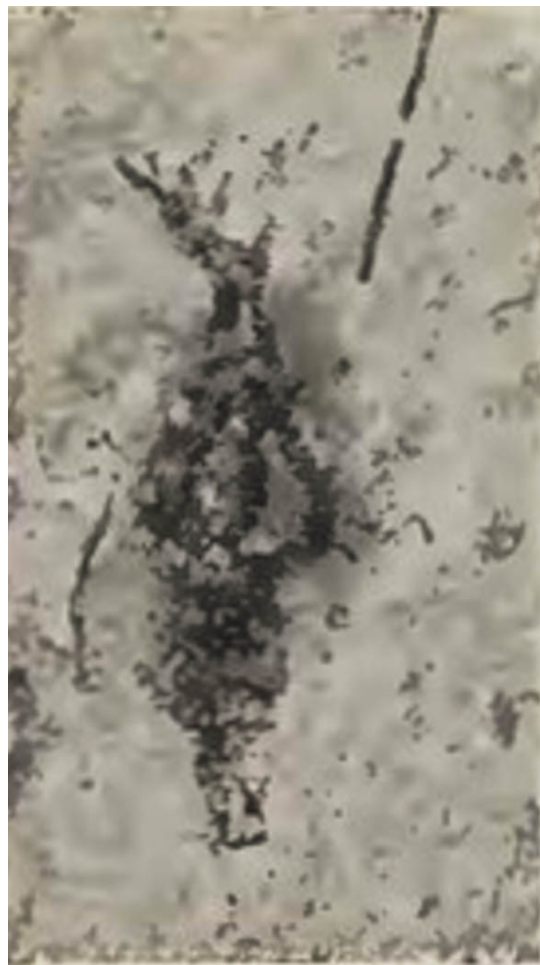
Rosa hilliae Lesq., Stachel



Rosa willmattae



Rosa legányii



Knospe - *Rosa ruskiniana*